ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 26, 3, 1992

УДК 576.895.421 : 596

© 1992

ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТАРНОЙ СИСТЕМЫ ИКСОДОВЫЙ КЛЕЩ — ПОЗВОНОЧНОЕ ЖИВОТНОЕ

Ю. С. Балашов

В статье рассматриваются особенности паразитарной системы, образуемой иксодовым клещом и прокормителем (позвоночным животным). Высокая стабильность подобных систем связана с умеренной напряженностью иммунных реакций хозяина и невысокой численностью клещей на прокормителях. Регуляция численности клещей в зависимости от их обилия в популяции прокормителей достигается благодаря отрицательному биноминальному распределению этих паразитов на хозяевах.

Все иксодовые клещи (Ixodidae) относятся к экологической группе временных эктопаразитов с длительным питанием. Суммарная продолжительность их питания на личиночной, нимфальной и имагинальной фазах варьирует от 12 до 25 сут. Эти периоды паразитического существования несоизмеримо коротки по сравнению с их жизнью вне связи с хозяевами, измеряемой несколькими месяцами или годами. Тем не менее именно на паразитических стадиях развития обеспечивается взаимная регуляция численностей популяций иксодид и их прокормителей в рамках образуемых ими паразитарных систем. Двучленная паразитарная система искодовый клещ (паразит)—позвоночное животное (хозяин) отличается относительно невысокой численностью паразитов на их главных хозяевах и в то же время умеренной напряженностью противоклещевого иммунитета. В результате паразитирование клещей в большинстве случаев не ведет к гибели прокормителей, а иммунные реакции их организма не исключают возможности повторных питаний клещей на животных с умеренной приобретенной резистентностью (Балашов, 1989а, 1989б). Подобные равновесные состояния характерны для природных экосистем. При антропогенной трансформации ландшафтов, изменениях климата и других выходящих за рамки нормы преобразованиях окружающей среды равновесные состояния в системах клещ—позвоночное животное нарушаются и возможно как вымирание клещей, так и их чрезмерное размножение. Последнее часто наблюдается при замещении на пастбищах разреженных популяций диких копытных крупным и мелким рогатым скотом с высокой плотностью животных на единицу площади. Это ведет к чрезмерному размножению питающихся на скоте видов иксодид, серьезным потерям в продукции животноводства и реже — к гибели прокормителей. Сходная ситуация была описана и в некоторых заповедниках и заказниках, где также нарушаются естественные механизмы регуляции в паразитарных системах.

В связи с большой практической значимостью естественной и приобретенной резистентности сельскохозяйственных животных к иксодидам различным аспектам этой проблемы посвящена обширная литература. Основное внимание было уделено формам проявления противоклещевой устойчивости и ее иммунологическим механизмам. Значительно слабее исследованы экологические последствия этого феномена. В настоящей статье сделана попытка критического анализа современного состояния наших знаний о взаимодействиях в системе клещ—хозяин в связи с возможностью использования этих процессов в альтернативных методах контроля численности иксодид.

Наибольшей сложностью отличаются паразитарные системы некоторых видов треххозяинных клещей, как например *Ixodes ricinus* или *I. persulcatus*, обладающих обширными ареалами и многими десятками видов прокормителей из млекопитающих, птиц и рептилий. У *I. ricinus*, обитающего в лесной зоне европейской части СССР к западу от Волги, в большинстве стран зарубежной Европы, а также в горных лесах Закавказья, Турции и Северной Африки, абсолютная численность в разных частях ареала, разных местообитаниях и в разные годы значительно варьирует. Соответственно значительно колеблются индексы обилия и встречаемости этих клещей на прокормителях. Минимальные значения этих показателей (в зависимости от абсолютной численности клещей в экосистеме и шансов их встречи с потенциальными хозяевами) могут опускаться до значений, близких к нулю, а максимальные значения имеют верхние пределы. Даже в местах с высокой численностью этого вида и 80—100%-й пораженностью прокормителей индексы обилия клещей обычно значительно ниже показателей, существенно нарушающих жизнедеятельность хозяев. Например, в Молдавии индексы обилия самок на крупном рогатом скоте колеблются от 3.03 до 39.77 (Успенская, 1987), в Новгородской обл. — от 0.1 до 118 (Померанцев, 1935), в южной части Ленинградской обл. — от 0.24 до 50.7 (Алфеев, 1935). Максимальное число самок, одновременно паразитировавших на 1 корове, достигало 188 (Померанцев, 1935) и даже 256 особей (Арзамасов, 1961).

Весьма значительно варьируют у этого вида и индексы обилия неполовозрелых фаз. В разных частях Молдавии усредненные индексы обилия личинок на грызунах были 0.21—7.67 и нимф — 0.02—1.7 (Успенская, 1987). В Белоруссии при более низкой численности этого же вида суммарные индексы обилия личинок и нимф на грызунах составляли 1.3 при индексе встречаемости 29.7 (Арзамасов и др., 1983). Там же встречаемость личинок и нимф на одном из главных прокормителей — еле достигла 76 % и индекс обилия — 41.3, при максимальной пораженности 1 особи 389 клещами. Ограниченнее данные о суммарном количестве клещей, прокармливающихся за сезон на 1 особи хозяина. В одном из очагов клещевого энцефалита в Австрии (Pretzmann e. a., 1964) этот показатель для желтогорлой и лесной мыши составил 19.9—27.9 личинок и 0.17—0.56 нимф, для рыжей полевки соответственно 14.8—20.8 личинок и 0.36—0.41 нимф. Сходная картина умеренной или слабой заклещевленности большинства особей среди многих видов прокормителей таежного клеща *I. persulcatus* отмечена в разных частях ареала этого вида и в годы с разной численностью клещей и их хозяев (Таежный клещ, 1985).

При высокой плотности крупного рогатого скота на естественных пастбищах (поймы рек, луга, вырубки и пр.) в местообитаниях клеща *Dermacentor reticulatus* в европейской части России создаются благоприятные условия для массового размножения этого вида. Обилие прокормителей имагинальной фазы — скота приводит к высокой заклещевленности неполовозрелыми фазами и диких мелких млекопитающих. По многолетним наблюдениям Олсуфьева (1953) при средней численности голодных имаго от 1120 до 2450 особей/га в период весеннего пика численности на главном прокормителе взрослых клещей — крупном рогатом скоте в разных стадах и в разные годы на 1 животном в среднем паразитировало от 0.3 до 189 самцов и самок с максимумом в 654 клеща. Показатели прокормления самок за сезон варьировали от 130 до 687 особей на одной особи хозяина.

Высокая плотность напитавшихся самок на единицу площади пастбища обусловливала и высокую численность неполовозрелых фаз на мелких млекопитающих. Из 17 видов, на которых встречались личинки и нимфы, главными хозяевами служили обыкновенная полевка и обыкновенная бурозубка, на которых прокармливалось свыше 80 % всех клещей при 67—93 % пораженности зверьков в периоды пиков численности паразитов. Усредненные индексы обилия личинок в разные годы варьировали для полевок в пределах 3.8—9.6 особей и нимф — 1.5—5.7. Максимальная заклещевленность достигала 652 личинок и 312 нимф на 1 полевку. У бурозубок индексы обилия личинок были 4.8—12.8 и нимф 2.2—4.7 при максимумах в 181 личинку и 41 нимфу. В разные годы показатели прокормления личинок на полевках варьировали от 80 до 305 и нимф — от 8 до 24 особей на 1 зверька за сезон. Для бурозубок аналогичные показатели составили 112—239 личинок и 8—48 нимф.

Достаточно высокая заклещевленность мелких млекопитающих на пастбищах с большим количеством скота на единицу площади отражает нарушение равновесного состояния в паразитарной системе клеща *D. reticulatus*; от чрезмерного паразитарного груза несомненно страдают и популяции прокормителей. Известно, что в опытах с кормлением личинок (Лебедев, 1957) и нимф (Олсуфьев, Каграманов, 1947) этого вида на полевках гибель хозяев начиналась при одновременном паразитировании на них более 300—500 личинок или 15—50 нимф. Заклещевленность большей части особей популяции полевок и бурозубок в природе была значительно ниже этих летальных порогов. Однако в связи с неравномерным распределением питающихся клещей внутри популяции хозяина при максимальной заклещевленности отдельных особей наблюдается превышение порогов летальности. Например, Олсуфьев (1953) отметил многочисленные проявления заболевания и истощения у самца обыкновенной полевки, на котором паразитировали 312 нимф. К сожалению, специальные исследования плотностей популяций *D. reticulatus* в естественных экосистемах без выпаса сельскохозяйственных животных отсутствуют. Поэтому значительный интерес представляют многочисленные исследования над экологически близким видом *D. variabilis* в Виргинии (США).

По результатам многолетних наблюдений (Sonenshine, 1975) при питании подавляющей массы клещей на диких животных в период весенней активности имаго их численность составляла 596±132 особи на 1 га пастбища. 96 % личинок и 93.5 % нимф прокармливались на белоногом хомячке и пенсильванской полевке. Усредненные индексы обилия за 7 лет наблюдений для хомячков составили 2.3 (личинки) и 0.15 (нимфы), а для полевок соответственно 4.4 и 0.64. Имаго питались преимущественно на млекопитающих со средними размерами тела и в том числе около 50 % на енотеполоскуне (индекс обилия 31.9).

В степях, пустынях и саваннах многие виды родов *Hyalomma, Rhipicephalus, Amblyomma, Boophilus*, первоначально связанные с аборигенными видами диких копытных, в настоящее время прокармливаются на имагинальной или даже на всех фазах развития на крупном и мелком рогатом скоте, лошадях и верблюдах. Несмотря на тс что на этих хозяевах одновременно или последовательно паразитирует по несколько видов иксодид, а поголовье прокормителей достаточно высокое и стабильное, средние суммарные индексы обилия клещей редко достигают уровней 100 и более имаго на 1 особь хозяина даже при отсутствии специальных противоклещевых мероприятий.

По многолетним данным Бердыева (1980), индексы обилия для 14 видов иксодид, паразитирующих на скоте в Туркмении, составили для крупного рогатого скота 22.4 особи при индексе встречаемости 52.5 %, для овец соответственно 4.9 и 58.6 %, для коз — 8.35 и 79.8 %, для верблюдов — 22.5 и 79.1 %. В Судане при совместном паразитировании на крупном рогатом скоте местной породы 5 видов клещей в разных стадах индексы обилия варьировали от 17.6 до 40.5 самцов и самок и только в стаде из животных завозного происхождения этот показатель поднимался до 71.5 (Jongejan e. a., 1989). В Замбии на крупном рогатом скоте паразитируют 12 видов и их суммарные индексы обилия колебались от 1.9 до 85.6 особей (McLeod e. a., 1977). В Юго-Западной Африке при преимущественном паразитировании на скоте *H. marginatum rufipes* и *H. truncatum* индексы обилия в разных стадах были от 6.9 до 286.6 особей (Biggs, Langenhoven, 1984). В Танзании при доминировании на скоте *R. appendiculatus* в период пиков активности имаго индексы обилия составляли в среднем <100—120 особей (Tatchell, Easton, 1986), а в Уганде, где численность клещей выше, — до 500 (Kaiser e. a., 1982). В Австралии, где основная масса клещей представлена *B. microplus*, в стадах из животных с разной долей крови азиатского зебувидного и европейского скота индексы обилия самок варьировали от 37—79 до 302—465 клещей (Bourne e. a., 1988).

На отдельных животных количество питающихся клещей может быть значительно выше средних величин для всего стада. Например, при среднегодовом индексе обилия 9.55 наибольшее количество самцов и самок *H. anatolicum* на 1 корове было 318, а нимф при индексе обилия 142.5 — более 1832 особей (Бердыев, 1980). Максимальное количество нимф и имаго *H. scupense*, снятых с 1 коровы, составило 4682 особи (Марков, Курчатов, 1949). В Кении при одновременном паразитировании на скоте имаго нескольких видов максимальная заклещевленность достигала 750 особей (Tatchell, 1986), в Танзании — 901 особь (Tatchell, Easton, 1986), в Эфиопии — 438 (Pegram e. a., 1981). В Монголии с 1 коровы было снято 3116 имаго *Dermacentor nuttalli*, а с лошади — 1725 (Dash, 1988).

Данные о максимальной численности клещей на диких животных в значительной степени отрывочны. Известно, что в Северной Америке на 1 взрослом лосе могут одновременно питаться свыше 100 000 личинок, нимф и имаго однохозяинного *D. albipictus*, и это послужило причиной гибели части пораженных животных (Samuel, Barker, 1979). На антилопе-бушбуке в Африке максимальное количество клещей *Haemaphysalis silacea* составило 515 самцов и 21 самку, 345 нимф и 3465 личинок (Norval, 1978). Сильная заклещевленность зарегистрирована у отдельных особей млекопитающих со средними размерами тела. Так, с 1 барсука в Туркмении были сняты 464 имаго *R. turanicus* (Бердыев, 1980), а в Молдавии — более 500 личинок, нимф и самок *I. crenulatus* (Успенская, 1987). В Австралии на главном прокормителе *I. holocyclus* — бандикуте — отмечено успешное завершение питания от 500 до 2000 личинок, 100—200 нимф и 4—6 самок этого вида (Doube, 1979). В таежных районах СССР, по данным разных авторов (Таежный клещ, 1985), на ежах и зайцах одновременно питалось до 200—300 *I. persulcatus*. Очень большое количество личинок и нимф таежного клеща отмечено и на отдельных особях грызунов, насекомоядных и других мелких прокормителях. На землеройках питалось до 47 личинок и нимф этого вида, на мышевидных грызунах — до 363 личинок и 44 нимф, на белках — до нескольких сотен. На лесных коньках и овсянках-ремезах с массой тела около 20 г и дроздах с массой тела 60—80 г одновременно питалось до 70 клещей, а на рябчике (масса около 400 г) до 130 неполовозрелых особей.

Заклещевленность отдельных индивидов пресмыкающихся также может значительно превышать средние показатели. По нашим наблюдениям на степных черепахах в предгорных районах Таджикистана одновременно паразитировали до 9—12 самок и 20—25 самцов или 80—90 нимф *H. aegyptium*. В Туркмении в горах Кугитангтау максимум питавшихся на кавказских агамах нимф *Haemaphysalis sulcata* достигал 37 особей. В Австралии на ящерицах *Trachydosaurus rugosus* на 1 особи паразитировали до 277 личинок, 55 нимф, 3 самок и 12 самцов клеща *Aponomma hydrosauri* или 169 личинок, 29 нимф, 7 самок и 22 самца *Amblyomma limbatum* (Bull e. a., 1989).

Из вышеприведенных материалов очевидно, что наиболее распространенные в паразитологии показатели — индексы обилия и встречаемости, отражающие среднюю зараженность популяции хозяина паразитами, не вполне адекватно отражают реальное распределение клещей внутри популяции их прокормителей. В немногих работах, где проанализировано распределение клещей среди всех исследованных особей хозяина было обнаружено, что меньшая часть популяции, а иногда и немногие особи прокармливают большую часть этих паразитов. Так, по наблюдениям Олсуфьева (1953) 7 % обыкновенных полевок из 262 осмотренных особей прокармливали на себе 46 % от собранных со всех их 6930 личинок *D. reticulatus*. При регулярных обследованиях на заклещевленность одного из стад крупного рогатого скота в Уганде (Kaiser e. a., 1982) на 25 % животных паразитировало свыше 50 % самок *A. variegatum*. На животных, входивших в состав указанных 25 %, прокармливалась также большая часть самцов, нимф и личинок этого же вида, а также других сопутствующих видов иксодид (*R. appendiculatus, R. simus, B. decoloratus*). Сходное неслучайное распределение имаго *R. evertsi* обнаружено на группе из 14 коров, выпасавшихся совместно на одном пастбище в Танзании (Tatchell, 1986). Среди этих животных на одном клещи полностью отсутствовали, на 3 паразитировали в среднем 1—5 клещей, на 5 — 6—10, на 3 — 11—15 и еще на 2 коровах — 16—20 и 21—25 клещей.

Математический анализ особенностей распределения личинок *I. ricinus* на лесных мышах (Бреев, 1972, по сборам Е. Ф. Сосниной в Крыму) показал картину, близкую к модели отрицательного биноминального распределения. Подобный тип распределения был свойствен клещам *Ap. hydrosauri* и *A. limbatum* с ящерицы *T. rugosus* (Bull e. a., 1989). Из 502 осмотренных ящериц этого вида более 50 % были свободны от паразитов, а большая часть клещей прокармливалась на 20 % рептилий, причем в число последних входили 5 особей с более 100 личинок и 40 нимф *Ap. hydrosauri* на каждой и 3 ящерицы с более 100 личинок и 29 нимф *A. limbatum*. Подобный близкий к отрицательному биноминальному тип распределения был выявлен нами для нимф *Hm. sulcata*, питавшихся на кавказских агамах в горах Кугитангтау. Из 114 осмотренных в конце апреля ящериц клещи были найдены на 32. Из снятых с них 390 клещей 310 питались на 10 особях, что по отношению ко всем осмотренным составило 3.2 %. Подобным образом были перерассеянно распределены личинки, нимфы и самки *I. asanumai* на спинках *Eumeces okadae* в Японии (Hayashi, Hasegawa, 1984), личинки и нимфы *I. ricinus* на живородящей и прыткой ящерицах (Bauwens e. a., 1983) и на мелких млекопитающих в Швеции (Nilsson, Lundqvist, 1978).

Из рассмотренных материалов очевидно, что, несмотря на временный тип паразитизма, распределение питающихся иксодовых клещей многих видов внутри популяций их прокормителей имеет неслучайный характер. Оно по своим параметрам приближается к отрицательному биномиальному и в этом плане иксодовые клещи подчиняются общим для многих паразитов закономерностям, более подробно исследованным для эндопаразитических личинок оводов (Бреев, 1972) и гельминтов (Кеннеди, 1978; Фрисман и др., 1975).

Перерассеянный тип распределения иксодид на хозяевах может быть обусловлен многими причинами, среди которых следует различать внешние по отношению к организму хозяина и присущие последнему. К первым следует отнести агрегированное размещение голодных личинок, образующих скопления в непосредственной близости вокруг кладки яиц. Подобное высокоагрегированное распределение голодных личинок на растительности было описано для *I. persulcatus* в таежных лесах (Левин, 1987) и *B. microplus* на открытых пастбищах Австралии (Zimmerman, Carris, 1987) и других видов. Однако для нимф и имаго, несмотря на возможность образования скоплений в местах преимущественного отпадения напитавшихся особей предшествующей фазы на лежках хозяев, вдоль их троп и других более часто посещаемых биотопах, размещение голодных клещей чаще ближе к случайному. Поэтому встречаемость и обилие клещей на хозяевах не могут быть объяснены только топографией размещения голодных стадий этих паразитов на местности.

Первостепенное значение в неравномерном заклещевлении особей одной популяции хозяина играют особенности поведения отдельных индивидов, включая разную двигательную активность, иерархический статус в стаде, привлекательность для клещей и др. Эти особенности хозяина зависят от возраста, пола и индивидуальных различий в типе нервной системы. В частности, многими авторами отмечается большая заклещевленность самцов по сравнению с молодняком и самками, а среди крупного рогатого скота — постоянное преимущественное питание клещей на одних и тех же немногих особях в стаде (Олсуфьев, 1953; Sonenshine, 1975; Tatchell, 1986; Окулова, 1986). Эти и многие другие факторы определяют шансы встречи клеща с хозяином. После того как клещ оказался на теле хозяина главенствующая роль в выживании и успешном завершении питания принадлежит уже факторам организма прокормителя, его морфофизиологическим, биохимическим особенностям, но в первую очередь — его иммунному статусу. Вследствие значительного генетического полиморфизма природных популяций позвоночных животных существуют значительные индивидуальные различия по многим морфологическим и биохимическим параметрам и именно они определяют разную выживаемость клещей на особях одной природной популяции или стада сельскохозяйственных животных.

Отношение числа успешно напитавшихся клещей к общему числу особей, попавших на тело хозяина, представляет итог взаимодействия многих факторов, среди которых первостепенное значение имеют «противоклещевые» реакции хозяина от простого механического самоочищения до комплекса иммунных реакций. Многочисленными экспериментами с первичным и повторным кормлением разных видов и фаз развития на кроликах, морских свинках, белых мышах, крупном рогатом скоте и других животных установлена выработка у этих хозяев в процессе питания клещей приобретенного иммунитета (резистентности). У иммунизированных животных при повторном паразитировании на них клещей часть паразитов гибнет в процессе приклепления и на более поздних стадиях питания. Резистентность проявляется в удлинении сроков насыщения, уменьшении массы поглощаемой пищи, снижении процента перелинявших на следующую стадию личинок и нимф, а также в снижении плодовитости у напитавшихся самок. Степень противоклещевой устойчивости варьирует в зависимости от видовой принадлежности клещей и хозяев, интенсивности и продолжительности инвазии и многих других факторов. Однако в большинстве случаев она не обеспечивает 100%-ной гибели паразитов во время питания. В некоторых комбинациях из определенных видов клещей и прокормителей резистентность по-разным причинам вообще не развивается или бывает очень слабой (Мусатов, 1970; Лабецкая, 1990; Willadsen, 1980; Allen, 1989).

Эффективность противоклещевой резистентности у лабораторных животных достаточно высока. Например, при первичном кормлении личинок *D. andersoni* на морских свинках питание успешно завершали 70—99 % клещей, а при повторном — только 5—25 (Wikel, 1982), в случае с личинками *R. appendiculatus* соответственно 73 и 41 % (Brown, 1988) и с личинками *A. americanum* — 51—53 и 19—22 % (Brown, Knapp, 1981). При кормлении на сенсибилизированных кроликах количество напитавшихся особей составило для личинок 1-го кормления — 43 и при повторных кормлениях — 29 % и менее (Лабецкая, 1990).

У крупного рогатого скота развитие противоклещевой устойчивости наиболее детально исследовано на примере однохозяинного *B. microplus* в Австралии (Wagland, 1975, 1978). При первичной посадке голодных личинок на несенсибилизированных животных (безотносительно к их породе) стадии напитавшихся самок достигло около 20 % особей. Через 1 мес. после развития иммунитета при повторном кормлении личинок на азиатском зебувидном скоте этот показатель был не выше 1, а на европейских породах — 5—10 %. Генетическая детерминированность устойчивости крупного рогатого скота против клещей выявлена и для других видов иксодид. Например, в Восточной Африке при естественном выпасе на одних и тех же пастбищах животных гибридного происхождения (*Bos indicus*×*B. taurus*) на них паразитировало в среднем в 4.5 раза больше имаго *H. anatolicum* (70.5 особей), чем на животных местных пород, близких к *B. indicus* (15—17 особей) (Latif, 1984).

Количественные показатели противоклещевой устойчивости могут значительно варьировать не только среди животных одной породы и в одном стаде, но и у одних и тех же особей в разные сезоны года, но при этом всегда сохраняются индивидуальные различия в уровнях заклещевленности.

В силу видовых или индивидуальных особенностей хозяев, а также видовой принадлежности клещей, интенсивности поражения ими и сроков между повторными нападениями паразитирование иксодид не всегда стимулирует развитие резистентности. Отсутствие или слабое развитие резистентности, не препятствующей нормальному насыщению, было отмечено при кормлении клещей *H. asiaticum* на овцах (Бердыев, Худайназаров, 1976) и *A. hebraeum* на крупном рогатом скоте и овцах (Norval e. a., 1988). Противоклещевой иммунитет не возникал при кормлении некоторых видов иксодид на естественных хозяевах, тогда как в идентичных условиях опыта те же виды клещей стимулировали развитие резистентности у морских свинок, белых мышей и других необычных для них прокормителей. В частности, резистентность не возникла после повторных кормлений личинок *I. persulcatus* на серой и рыжей полевках (Лебедева, 1980). В Северной Америке при кормлении личинок *D. variabilis* на его главном прокормителе — оленьем хомячке для создания умеренной резистентности требовалось 2—3 кормления партиями из 400 личинок, тогда как у морских свинок высокая резистентность формировалась после 3 кормлений партий по 100 личинок (Trager, 1939). Сходная картина отмечена и для главного прокормителя *I. dammini* — полевки *Microtus pensylvanicus*. Три повторных кормления партий по 100 личинок не вызвало достоверного увеличения отторжения и гибели клещей в процессе питания, тогда как при повторном кровососании на морских свинках насыщения достигали не более 5 % особей (Ribeiro, 1989).

В опытах с кормлением *I. trianguliceps* на их природных хозяевах — лесных мышах — повторные кровососания партий из 30—50 личинок или 8 нимф на 1 зверьке не привели к возникновению резистентности. Процент прикрепившихся и закончивших питание клещей, а также вес их тела по отпадении после 2—4-го кормлений существенно не отличились от тех же показателей после 1-го. Напротив, паразитирование этих клещей на белых мышах стимулировало развитие устойчивости (Randolph, 1979).

В настоящее время общепризнано, что противоклещевая резистентность представляет своеобразную форму иммунитета. Последний возникает как ответ на поступление в организм хозяина клещевых антигенов и для его развития необходимо не менее 1—2 недель с начала питания. Иммунные реакции вызывают нарушения в питании паразита или его интоксикацию и их действие обнаруживается как на стадии питания, так и в последующей судьбе напитавшихся особей (Brown, 1988; Wikel, 1988). Главным источником клещевых антигенов служит слюна, при поступлении которой в организм прокормителя образуются многочисленные антитела. Только часть из гуморальных антител, образовавшихся в процессе питания, несет защитные функции. Из нескольких десятков антител, обнаруженных в крови морской свинки после питания *A. americanum*, защитными являются только 2, с молекулярными весами в 25 000 и 38 000. Большая часть выявленных антител прямо не связана с резистентностью хозяина, хотя некоторые из них участвуют в иммунопатологических реакциях (Brown, 1988). У устойчивых к клещам животных обнаружена прямая связь между титрами антител в крови и уровнем резистентности, как показано в экспериментах с кроликами и клещами: *Hm. longicornis* (Fujisaki e. a., 1980) или крупным рогатым скотом в *B. microplus* (Brossard, 1976).

Различный уровень противоклещевого иммунитета был выявлен и у диких животных в их естественных местообитаниях. В частности, у отловленных в природе полевок-экономок, красных и рыжих полевок, лесных и желтогорлых мышей процент напитавшихся в опыте личинок *I. persulcatus* был достоверно ниже для грызунов из стаций с высокой численностью клещей и выше — из стаций с низкой численностью (Никитина, Аристова, 1964).

Существование положительной корреляции противоклещевого иммунитета с интенсивностью кожной реакции у позвоночных позволило оценить уровни резистентности в природных популяциях прокормителей. Так, в Замбии на пастбищах с высокой численностью *A. variegatum* и *R. appendiculatus* у особей крупного рогатого скота с минимальным количеством питающихся на них имаго (18 и 60 клещей) кожная реакция была наиболее интенсивной, а у максимально заклещевленных животных (1072 и 260) она практически не обнаруживалась (Jongejan e. a., 1989). Подобная отрицательная корреляция существует между числом клещей *Hm. leporispalustris*, паразитирующих на флоридском кролике, и интенсивностью кожной реакции (McGowan e. a., 1980).

В создании противоклещевого иммунитета наряду с гуморальными антителами участвуют и иные реакции как на клеточном, так и на организменном уровнях. К числу последних принадлежат и многообразные реакции самоочищения хозяина. У резистентных животных их уровень значительно выше, чем у несенсибилизированных (Brown, 1988). Интенсификация реакций самоочищения связана с повышением уровня гистамина и других вазоактивных компонентов в коже резистентных животных в местах прикрепления клещей. В результате возникшей местной реакции кожной гиперчувствительности немедленного типа хозяин испытывает болевые ощущения и пытается активно освободиться от паразитов (Koudstaal e. a., 1978; Wikel, 1988).

Наряду с реакциями немедленной гиперчувствительности резистентность к клещам может создаваться и аллергическими реакциями замедленного типа, связанными с развитием острого воспалительного процесса в месте прикрепления. В результате ротовые органы клещей блокируются в очагах воспаления, нормальное питание становится невозможным или паразит в процессе некроза отторгается вместе с участками тканей хозяина, (Мусатов, 1978). Цена за подобный способ освобождения от паразитов может быть слишком велика и для хозяина. Например, в заказниках США одновременное питание 150—300 имаго *A. americanum* на молодняке белохвостых оленей из-за некроза тканей головы, ушей и вокруг глаз вело к гибели телят (Bloemer e. a., 1988).

В природе на одной и той же особи хозяина могут одновременно или последовательно паразитировать разные виды иксодид. Поэтому весьма актуальна проблема специфичности приобретенной резистентности и возможности иммунологического взаимодействия между разными видами паразитов. Противоклещевой иммунитет, как можно судить по немногочисленным исследованиям, видоспецифичен. Первая работа в этой области (Trager, 1939) о существовании у морских свинок перекрестного иммунитета к питанию личинок *D. variabilis, D. andersoni, Hm. leporispalustris* не получила подтверждения в новейших исследованиях. Оказалось, что между близкими видами одного рода — *D. andersoni* и *D. variabilis* — действительно возникает слабый перекрестный иммунитет, но уровень его значительно ниже, чем к особям «своего» вида. В то же время между указанными видами *Dermacentor* и представителями других родов — *A. americanum* или *I. scapularis* — перекрестный иммунитет отсутствовал (McTier e. a., 1981). Сходным образом после иммунизации кроликов и морских свинок кормлением на них клещей *R. appendiculatus, R. evertsi, A. hebraeum, A. variegatum, I. ricinus* животные становились резистентными только к клещам «своего» вида (Rechav e. a., 1989).

У крупного рогатого скота иммунитет также был видоспецифичен. Перекрестный иммунитет к клещам *B. microplus*, *H. anatolicum* у животных, выпасавшихся на одном пастбище и подвергавшихся нападению обоих видов паразитов, не был выявлен (Miranpuri, 1989). Для клещей одного рода — *R. appendiculatus* и *R. pulchellus* — по многим показателям (сроки питания нимф, масса тела напитавшихся особей, интенсивность кожной реакции на антигены слюны) интенсивность иммунных реакций против особей «чужого» вида была значительно слабее, чем против «своего» (De Castro e. a., 1989). Специальными исследованиями в слюне нескольких видов иксодид были выявлены как видоспецифичные, так и групповые антигены (Wikel, 1988; Almeida e. a., 1990). Некоторые из последних, по-видимому, и ответственны за возникновение общих для нескольких видов реакций, но их уровень значительно ниже, чем видоспецифичных. Поэтому можно предполагать, что иммунологические взаимодействия в системе клещ—позвоночное животное в значительной степени видоспецифичны.

Степень противоклещевой устойчивости складывается не только из защитных реакций хозяина, но и из способности самих клещей преодолевать или подавлять их. У нескольких видов иксодид обнаружена способность к подавлению защитных реакций хозяина. Так, в слюнных железах *R. sanguineus* был выявлен фактор — антагонист гистамина (Chinery, Ayitey-Smith, 1977), а у *R. appendiculatus* — фактор, токсичный для лимфоцитов кроликов и подавляющий защитные реакции хозяина во время питания. Однако супрессоры иммунных реакций не были обнаружены у третьего представителя этого рода *R. zambeziensis* (Fivaz, 1989).

У клещей *I. dammini* в слюне найдено несколько компонентов, которые могут блокировать иммунные реакции хозяина (Ribeiro, 1989). В их числе были вещества, препятствующие агрегации тромбоцитов, активации Т-лимфоцитов и развитию реакции комплемента. В слюне в фармакологически активных концентрациях выявлены простагландин E_2 и простациклин, которые блокируют освобождение вазоактивных аминов из лейкоцитов и наоборот стимулируют кровоток в месте прикрепления. Интересно, что в слюне этого вида не удалось обнаружить антагонистов гистамина.

По-видимому, пути блокирования иммунных реакций хозяев различны у разных видов иксодид и направлены на преодоление их лишь у определенных видов прокормителей. Среди последних чаще других бывают естественные прокормители этих паразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Паразитарная система иксодовый клещ—хозяин обычно относительно стабильна в пространстве и времени. Численность клещей, одномоментно паразитирующих на их главных прокормителях, в большинстве случаев значительно ниже уровней достоверной вредоносности и тем более — летальности. При этом годовые колебания индексов обилия клещей значительно меньше, чем колебания численности их хозяев. По-видимому, существуют два главных механизма регуляции численности клещей. Один из них связан с многообразными воздействиями окружающей среды, в первую очередь температуры и влажности, на свободноживущие стадии. Известны многочисленные случаи гибели голодных особей при засухе, а напитавшихся, кроме того, и при затоплении. Однако в подобных случаях доля погибших особей не связана с общей численностью популяций вида клеща и прокормителя.

Стабильность паразитарной системы, по нашему мнению, обеспечивается сложным комплексом паразито-хозяинных взаимодействий на стадии питания. Одним из результатов подобных взаимодействий является сенсибилизация позвоночного животного антигенами слюны клеща и развитие состояния противоклещевой резистентности. В естественных условиях главные прокормители, несмотря на постоянный контакт с клещами, не обладают абсолютной устойчивостью, так что часть клещей может успешно завершить питание и на сенсибилизированных особях. С другой стороны, большая часть популяции хозяина может быть слабо поражена этими паразитами, и благодаря перерассеянному распределению большая часть клещей может прокармливаться на немногих особях хозяина.

Перерассеянный тип распределения питающихся иксодовых клещей внутри популяции хозяев, по-видимому, служит одним из механизмов регуляции численности клещей в зависимости от степени заклещевленности хозяев, действующим по принципу обратной связи. При высокой численности паразита немногие особи популяции хозяина, особенно подверженные заклещевлению, не могут выдержать клещевую инвазию и погибают. Однако вместе с ними гибнут и не закончившие питание клещи, могущие составлять значительную долю всей популяции. В результате стабильность паразитарной системы может поддерживаться в сбалансированном состоянии при умеренной плате хозяев за «паразитарный груз».

Подобные равновесные состояния свойственны естественным экосистемам. В экосистемах, подвергнутых антропогенной трансформации или стрессу, механизмы взаимной регуляции численностей партнеров паразитарной системы нарушаются. Приспособившиеся к новым условиям существования и питания на сельскохозяйственных животных или на диких животных в скученных условиях некоторые виды иксодид могут достигать необычных для природы уровней численности и вызывать падеж или причинять существенный ущерб здоровью своих новых прокормителей. Неблагоприятная ситуация часто усугубляется слабыми иммунными реакциями у завозных животных против местных видов паразитов.

Список литературы

Алфеев Н. И. О распространении клеща Ixodes ricinus в районе Череменецкого озера и наблюдения над его биологией и экологией // Вредители животноводства. Л., 1935. С. 111—136.

Арзамасов И. Т. Иксодовые клещи. Минск, 1961. 132 с.

Арзамасов И. Т., Меркушева И. В., Чикилевская И. В. Структура паразитоценозов грызунов геоботанических подзон Белоруссии. Минск, 1983. 183 с.

Балашов Ю. С. Пищевые связи иксодовых клещей и их адаптации к обитанию на теле позвоночных животных // Паразитол. сб. Л. 1989а. Т. 35. С. 6—29.

Балашов Ю. С. Экология непаразитических стадий жизненного цикла иксодовых клещей // Паразитол. сб. Л. 1989б. Т. 36. С. 56—81.

Бердыев А. Экология иксодовых клещей Туркменистана и их роль в эпизоотологии природноочаговых болезней. Ашхабад, 1980. 281 с.

Бердыев А. Б., Худайназарова С. Н. Особенности приобретенной резистентности ягнят к половозрелым клещам Hyalomma asiaticum в опытах на ягнятах // Паразитология. 1976. Т. 10, вып. 6. С. 519—525.

Бреев К. А. Применение негативного биноминального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л., 1972. 72 с.

Кеннеди К. Экологическая паразитология. М., 1978. 232 с.

Лабецкая А. Г. Защитная реакция у млекопитающих при паразитировании иксодовых клещей. Минск, 1990. 158 с.

Лебедев А. Д. Экология клеща Dermacentor pictus по наблюдениям в Западносибирской лесостепи // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 7. С. 1016—1025.

Лебедева Н. Н. Экспериментальное изучение влияния личинок таежного клеща на мышевидных грызунов // Мед. паразитол. 1980. Т. 49, вып. 2. С. 29—33.

Левин М. Л. Биология голодных личинок таежного клеща (Ixodes persulcatus) в естественных условиях // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 3. С. 348—359.

Марков А. А., Курчатов В. И. Мероприятия по борьбе с иксодовыми клещами // Ветеринария. 1949. № 3. С. 4—6.

Мусатов В. А. Хозяинно-паразитные отношения между животными-прокормителями и иксодовыми клещами (Ixodoidea, Ixodidae): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Алма-Ата, 1970. 36 с.

Мусатов В. А. Патология, обусловленная паразитированием иксодовых клещей на животных // Ветеринария. 1978. № 6. С. 57—61.

Никитина Н. А., Аристова В. А. О защитных реакциях к клещам у грызунов // Мед. паразитол. 1964. Т. 39, вып. 2. С. 141—144.

Окулова Н. М. Биологические взаимосвязи в лесных экосистемах (на примере природных очагов клещевого энцефалита). М., 1986. 248 с.

Олсуфьев Н. Г. К экологии лугового клеща Dermacentor pictus, о происхождении его очагов и путях их ликвидации в средней полосе европейской части РСФСР // Вопросы краевой, общей, экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. М., 1953. Т. 8. С. 49—98.

Олсуфьев Н. Г., Каграманов С. В. О патогенном действии клеща Dermacentor pictus на мышевидных грызунов // Энтомол. обозр. 1947. Т. 29, вып. 3—4. С. 256—259.

Померанцев Б. Н. К вопросу о происхождении клещевых очагов в Ленинградской области // Вредители животноводства. Л., 1935. С. 32—110.

Таежный клещ Ixodes persulcatus Schulze (Acarina, Ixodidae). Ред. Филиппова Н. А. Л. 1985. 416 с.

Успенская И. Г. Иксодовые клещи Днестровско-Прутского междуречья. Кишинев, 1987. 114 с.

Фрисман Е. Я., Гинзбург Э. Х., Федоров К. П. Стохастическая модель гельминтологического заражения. II Приложение модели // Паразитология. 1975. Т. 9, вып. 2. С. 112—121.

Allen J. R. Immunology of interactions between ticks and laboratory animals // Exp. Appl. Acarol. 1989. Vol. 7, N 1. P. 5—13.

Almeida A. P. G., Bechara G. H., Varma M. G. R. Cross-reactivity between hard tick (Ixodidae) antigens // Bull. Soc. Fran. Parasitol. 1990. Suppl. N 2. P. 1128.

Bauwens D., Strijbosch H., Stampel A. H. P. The lizard Lacerta agilis and L. vivipara as hosts to larvae and nymphs of the tick Ixodes ricinus // Holoarct. Ecol. 1983. Vol. 6, N 1. P. 32—40.

Biggs H. C., Langenhoven J. W. Seasonal prevalence of Ixodid ticks on cattle in the Windhoek district of South West Africa (Namibia) //Onderstepoort J. Vet. Res. 1984. Vol. 51, N 2. P. 175—182.

Bloemer S. R., Zimmerman R. H., Fairbanks K. Abundance, attachment sites, and density estimators of Lone star ticks (Acari: Ixodidae) infesting white-tailed deer // J. Med. Entomol. 1988. Vol. 25, N 4. P. 295—300.

Bourne A. S., Sutherst R. W., Sutherland I. D., Maywald G. F., Stegeman D. A. Ecology of the cattle tick (Boophilus microplus) in subtropical Australia. III Modelling populations on different breeds of cattle // Aust. J. Agric. Res. 1988. Vol. 39, N 3. P. 309.

Brossard M. Relations immunologyques entre bovins et tiques, plus particulierement entre bovins et Boophilus microplus // Acta Trop. 1976. Vol. 33, N 1. P. 15—36.

Brown S. J. Vertebrate immune-mediated responses to Arthropod feeding and their potential effects on pathogen transmission // Miscellaneous publications Ent. Soc. Amer. 1988. N. 68. P. 37—42.

Brown S. J., Knapp F. W. Response of hypersensitized guinea pigs to the feeding of Amblyomma americanum ticks // Parasitology. 1981. Vol. 83, N 2. P. 213—223.

Bull C. M., Burzacott D., Sharrad R. D. No competition for resources between two tick species at their parapatric boundary // Oecologia. 1989. Vol. 79, N 6. P. 558—562.

Chinery W. A., Aytey-Smith E. Histamine blocking agent in the salivary gland homogenate of the tick Rhipicephalus sanguineus // Nature. 1977. Vol. 265. P. 366—367.

Dash M. Schildzeckem und ihre Bekämphung in der Mongolischen Volksrepublik // Mh. Vet.-Med. 1988. Bd 43, H. 2. S. 166—168.

De Castro J. J., Newson R. M., Herbert I. V. Resistance in cattle against Rhipicephalus appendiculatus with an assessment of cross-resistance to R. pulchellus // Exper. Appl. Acarology. 1989. Vol. 6, N 2. P. 237—244.

Doube B. M. Seasonal patterns of abundance and host relationships of the Australian paralysis tick Ixodes holocyclus in southeastern Queensland // Austral. J. Ecology. 1979. Vol. 4, N 3. P. 345—360.

Fivaz B. H. Immune supression induced by the brown ear tick Rhipicephalus appendiculatus // J. Parasitol. 1989. Vol. 75, N 6. P. 946—952.

Fujisaki K., Takeuchi S., Kitaoka S. Development of acquired resistance and production of precipitating and complement-fixing antibodies in rabbits repeatedly infested with females of Haemaphysalis longicornis (Ixodoidea: Ixodidae) // Jpn. J. Vet. Sci. 1980. Vol. 42, N 6. P. 587—593.

Hayashi F., Hasegawa M. Infestation level, attachment site and distribution pattern of the lizard tick Ixodes asanumai in Aoga-Scima, Izu islands // Appl. Entomol. Zool. 1984. Vol. 19, N 4. P. 299—305.

Jongejan F., Pegram R. G., Zivkovic D., Hensen E. J., Mwase E. T., Thielmans M. J. C., Cosse A., Niewold T. A., Ashraf el Said and Uilenberg G. Monitoring of naturally acquired and artificially induced immunity to Amblyomma variegatum and Rhipicephalus appendiculatus ticks under field and laboratory conditions // Exper. Appl. Acarology. 1989. Vol. 7, N 3. P. 181—199.

Kaiser M. N., Sutherst R. W., Bourne A. S. Relationship between ticks and cattle in southern Uganda // Tropical Animal Health Prod. 1982. Vol 14, N 1. P. 63—74.

Koudstaal D., Kemp D. H., Kerr J. D. Boophilus microplus: rejection of larvae from British breed cattle // Parasitology. 1978. Vol. 76, N 2. P. 379—386.

Latif A. A. Resistance to Hyalomma anatolicum anatolicum and Rhipicephalus evertsi by cattle in the Sudan // Insect. Sci. Applic. 1984. Vol. 5, N 6. P. 509—511.

McGowan M. J., Homer J. T., O'Dell G. V., McNew R. W., Barker R. W. Performance of ticks feed on rabbits inoculated extracts derived from homogenized ticks Amblyomma maculatum // J. Parasitol. 1980. Vol. 66, N 1. P. 42—48.

McLeod J., Colbo M. H. Madbouly M. H. Mwanaumo B. Ecological studies of Ixodid ticks in Zambia. III. Seasonal activity and attachment sites on cattle, with notes on other hosts // Bull. Ent. Res. 1977. Vol. 67, N 2. P. 161—173.

McTier T. L., George J. E., Bennet S. N. Resistance and crose-resistance of guinea pigs to Dermacentor andersoni, D. variabilis, Amblyomma americanum, and Ixodes scapularis // J. Parasitol. 1981. Vol. 67, N 6. P. 813—822.

Miranpuri G. S. Relationship between the resistance of crossbred cattle to ticks, Boophilus microplus and Hyalomma anatolicum // Veterinary Parasitology. 1989. Vol. 31, N 2. P. 289—301.

Nilsson A., Lundqvist L. Host selection and movement of Ixodes ricinus larvae on small mamals // Oikos, 1978. Vol. 31, N 4. P. 313—322.

Norval R. A. I. Repeated feeding of Amblyomma hebraeum immatures on laboratory hosts. Host effects on tick yield, engorged weight and engorgement period // J. of Parasitology. 1978. Vol. 64, N 6. P. 910—917.

Norval R. A. I., Floyd R. B., Kerr J. D. Ability of adults of Amblyomma hebra eum to feed repeatedly on sheep and cattle // Veterinary Parasitology. 1988. Vol. 29, N 3. P. 351—355.

Pegram R. G. Ticks (Acari: Ixodidea) of Ethiopia. I. Distribution, ecology and host relationships of species infesting livestock // Bull. entomol. Res. 1981. Vol. 71, N 3. P. 339—359.

Pretzmann G., Loew J., Radda A. Studien zur Ökologie von Ixodes ricinus in einem Endemiegebiete der Fauchsommer-Meningo-Encephalites in Bezirk-Neunkirchen (Niederosterreich) // Z. Morph. Ökol. Tiere. 1964. Bd 54, H. 3. S. 393—413.

Randolph S. E. Population regulation in ticks: the role of acquired resistance in natural and unnatural hosts // Parasitology. 1979. Vol. 79, N 1. P. 141—156.

Rechav Y., Heller-Haupt A., Varma M. G. R. Resistance and cross-resistance in guinea-pigs and rabbits to immature stages of ixodid ticks // Med. Veter. Entomol. 1989. Vol. 3, N 4. P. 333—336.

Ribeiro J. M. C. Role of saliva in tick host interactions // Exp. Appl. Acarology. 1989. Vol. 7, N 1. P. 15—20.

Samuel W. M., Barker M. J. The winter tick Dermacentor albipictus on moose Alces alces of central Alberta // Proc. N. Am. Moose Conf. Workshop. 1979. Vol. 15. P. 303—348.

Sonenshine D. E. Influence of host-parasite interactions on the populations dynamics of ticks // Miscell. Publ. Entomol. Soc. Amer. 1975. Vol. 9, N 6. P. 243—249.

Tatchell R. J. Interactions between ticks and their hosts // Proc. VI Int. Congr. Parasitology. Canberra, 1986. P. 597—606.

Tatchell R. J., Easton E. Tick ecological studies in Tanzania // Bull. Ent. Res. 1986. Vol. 76, N 2. P. 229—246.

Trager W. Acquired immunity to ticks // J. Parasitol. 1939. Vol. 25, N 1. P. 57—58.

Wagland B. M. Host resistance to cattle tick (Boophilus microplus) in Brahman (Bos indicus) cattle. I. Responses of previously unexposed cattle to four infestation with 20 000 larvae // Austr. J. Agric. Res. 1975. Vol. 26, N 11. P. 1073—1080.

Wagland B. M. Host resistance to cattle tick (Boophilus Microplus) in Brahman (Bos indicus) cattle. II. The dynamics of resistance in previously unexposed and exposed cattle // Austr, J. Agric. Res. 1978. Vol. 29, N 3. P. 395—400.

Wikel S. K. Immune responses to arthropods and their products // Ann. Rev. Entomol. 1982. Vol. 27. P. 21—48.

Wikel S. K. Immunological control of haematophagous Arthropod vectors: utilization of novel antigens // Veter. Parasitol. 1988. Vol. 29. P. 235—264.

Willadsen P. Immunity to ticks // Adv. Parasitol. 1980. Vol. 18. P. 293—313.

Zimmerman R. H., Garris G. I. Use of Taylor's power law in examing the spatial distribution of freeliving Boophilus microplus larvae in pastures in Puerto Rico // Exp. Appl. Acarol. 1987. Vol. 3, N 3. P. 207—211.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Поступила 5.09.1991

PECULIARITIES OF THE PARASITIC SYSTEM IXODID TICK—VERTEBRATE ANIMAL

Ju. S. Balashov

Key words: parasitic system, Ixodidae

SUMMARY

The parasitic system ixodid tick (parasite)—vertebrate animal (host) is relatively stable in space and time. Equilibrium state in the system is maintained at the low levels of the hosts' infection and moderate intensity of their immunity. Parasite sensitizes the host's organism at the stage of feeding on antigens of its saliva and the host develops different degrees of resistance preventing the subsequent individuals of ticks from normal feeding. Antitick immunity is species specific. Its intensity is defined by the species belonging of the parasite and host, intensity and intervals between infections, availability of «anti-immune mechanisms» in tick and by many other factors, which are realized at the feeding stage. Regulation of the number of ticks, depending on their abundance in the host's population, is attained due to the oversparse, close to negative binomial distribution on hosts. This mechanism functions on the principle of feedback, so that at the excessive number of the parasite some individuals in the host's population, which are especially subjected to infection, do not cope with parasitic burden and die. However, ticks, which failed to finish their feening and represent a disproportionately great part of the whole parasite's population, die together with them and the parasitic system quickly restores its stability. In anthropocoenoses and ecosystems at different stages of anthropogenic transformation mutual regulation mechanisms of the parasite and host number break down. As a consequence, extremely high rises in the number of ticks and epizooties of agricultural animals associated with them can occur.